

MODÈLE MATHÉMATIQUE ALÉATOIRE ET SIMULATION DE LA CROISSANCE ET DE L'ARCHITECTURE DU CAFÉIER ROBUSTA

3^e partie

Etude de la ramification sylleptique des rameaux primaires et de la ramification proleptique des rameaux secondaires

Ph. de REFFYE *

Division de génétique, Centre de recherches de l'IFCC en Côte d'Ivoire

INTRODUCTION

Dans deux articles précédents (de Reffye, 1981), la croissance et la mortalité des méristèmes orthotropes et plagiotropes du caféier Robusta ont été modélisées par des processus aléatoires. On se reportera à ces travaux en ce qui concerne d'une part les données morphologiques de base de l'architecture du caféier Robusta et d'autre part les notions de « dimension », d'« activité » et de « viabilité » tirées du modèle mathématique, qui caractérisent le fonctionnement des méristèmes. Dans ces études, on considère le caféier Robusta sous une forme quelque peu simplifiée :

On suppose que la mortalité des méristèmes orthotropes est nulle, que chaque nœud orthotrope porte obligatoirement une paire de rameaux plagio-

tropes, et que ces derniers n'en portent pas de ramifications secondaires.

On néglige enfin l'apparition des « gourmands » ou orthotropes secondaires.

Ces faits sont justifiés en première approximation pour des Robusta cultivés naturellement et régulièrement « égourmandés ».

Diverses techniques culturales peuvent perturber notamment l'architecture de l'arbre. En particulier, la taille (par ex. l'écimage) provoque une abondante ramification secondaire.

L'objet du présent travail est d'étudier plus en détail les processus de ramifications primaire et secondaire, sur des caféiers cultivés normalement (1 300 pieds/ha, 4 tiges/pied, croissance libre).

OBSERVATION DES PROCESSUS DE LA RAMIFICATION CHEZ LE CAFÉIER ROBUSTA

Cas des rameaux plagiotropes primaires

Normalement, le méristème orthotrope produit à chaque nouveau nœud une paire de rameaux plagiotropes opposés.

Cependant, dans les phases juvéniles ou séniles du caféier, on peut remarquer jusqu'à 30 % de

manquants. Pendant la phase linéaire de croissance (qui est la phase productive), ce taux baisse à quelques pour cents. Un méristème primaire qui ne fonctionne pas dès sa formation ne fonctionnera jamais, il n'y a donc pas de dormance possible. Ce type de ramification est dit sylleptique. Même minime, l'absence de ces rameaux primaires constitue un manque à la production.

* Adresse actuelle : Gerdar, BP 5035, 34032 Montpellier.

Cas des rameaux plagiotropes secondaires

On rappelle qu'à chaque nœud primaire on compte douze méristèmes secondaires sériés (six à l'aisselle de chaque feuille). Ces méristèmes sont de deux sortes (Moens) :

Les deux « tête de série » sont à vocation végétative.

Leur présence est aléatoire chez le Robusta (mais courante chez les autres espèces). Le type de ramification est syllephtique et donne naissance à de grands rameaux secondaires. Ce type de rameau est toutefois rare.

Les dix autres méristèmes sont à vocation mixte et évoluent soit en cimes florales, soit en axes végétatifs — secondaires, de taille réduite, par suite d'une dormance prolongée (plus d'un an) —. En effet, la durée de vie d'un rameau primaire ne dépassant guère deux ans en général, cela laisse peu de temps au développement de ces axes. Ce type de ramification avec dormance préalable est dit proleptique.

Normalement, les méristèmes donnent des cimes

florales et l'évolution en axe végétatif reste l'exception.

Cependant, vu le grand nombre de nœuds primaires, on rencontre souvent ce genre de rameaux secondaires.

Dans la majeure partie des cas, les statistiques en rameaux secondaires sont trop peu fournies pour que l'on puisse valablement mesurer le phénomène, dont l'intensité est une caractéristique clonale. Dans le meilleur des cas (Robusta, clone 126), le nombre d'entre-nœuds secondaires formés atteignait 10 % du total. On voit que l'apport de production fourni par la ramification secondaire est toujours minime chez le Robusta en croissance libre. Chez ce dernier clone (126), le phénomène est à un niveau suffisant pour être entièrement mesurable, par contre chez le clone (197), il ne l'est que partiellement et chez le clone (182), il devient inobservable.

Notons que c'est sans doute dans la mesure de la ramification secondaire que l'on peut obtenir la meilleure discrimination entre clones Robusta.

L'étude des rameaux tertiaires (branchés sur les secondaires) est sans objet, vu l'extrême rareté du phénomène.

CALCUL DE LA RAMIFICATION

Soit un méristème élaborant une tige entre-nœud par entre-nœud et formant à chaque nœud un méristème axillaire. On se place dans le cas où les rapports de dimensions valent 1 ($W = 1$) entre tiges et rameaux, et où les activités et viabilité valent 1 ($b = 1, C = 1$).

Si le méristème axillaire est apparu sur l'entre-nœud X de dimension X , et que le méristème principal possède la dimension N , trois cas peuvent se présenter :

1) Le méristème axillaire fonctionne dès sa formation. Le rameau primaire aura alors comme longueur $N - X$. La ramification sera dite syllephtique.

2) Le méristème axillaire ne fonctionne qu'après une certaine dormance de k unités de dimension. Sa longueur sera $N - X - k$ et la ramification sera dite proleptique.

3) Le méristème axillaire reste dormant sur la période $N - X$ qui suit sa formation. On a un rameau de longueur nulle.

Supposons que le retard k s'effectue avec la probabilité $P_{(N-X-k)}$.

Appelons ak la probabilité de ramification après k unités de dormance, nous pouvons écrire :

$$P_{(N-X-0)} = a1$$

$$P_{(N-X-1)} = (1 - a1) a2$$

$$P_{(N-X-k)} = (1 - a1)(1 - a2)... (1 - ak)^{ak+1}$$

$$P_{[N-X-(N-X)]} = (1 - a1)(1 - a2)(1 - ak) [1 - a(N - X)]$$

$$\text{On a bien } \sum_{k=0}^{N-X} P_{(N-X-k)} = 1.$$

On déduit par récurrence :

$$1 - ak = \frac{1 - \sum_{i=0}^{k-1} P_{(N-X-i)}}{1 - \sum_{i=0}^{k-2} P_{(N-X-i)}}$$

On notera que si on pose

$$F(k) = \sum_{i=0}^k P_{(N-X-i)} \text{ et } F(k) = 1 - \exp[-G(k)],$$

on peut écrire :

$$1 - ak = \exp(-[G(k-1) - G(k-2)])$$

$$P_{(N-X-k)} = \exp[G(k-1)] - \exp[-G(k)]$$



Rameaux primaires
de *C. robusta*



Rameaux secondaires
proleptiques de *C.
robusta*

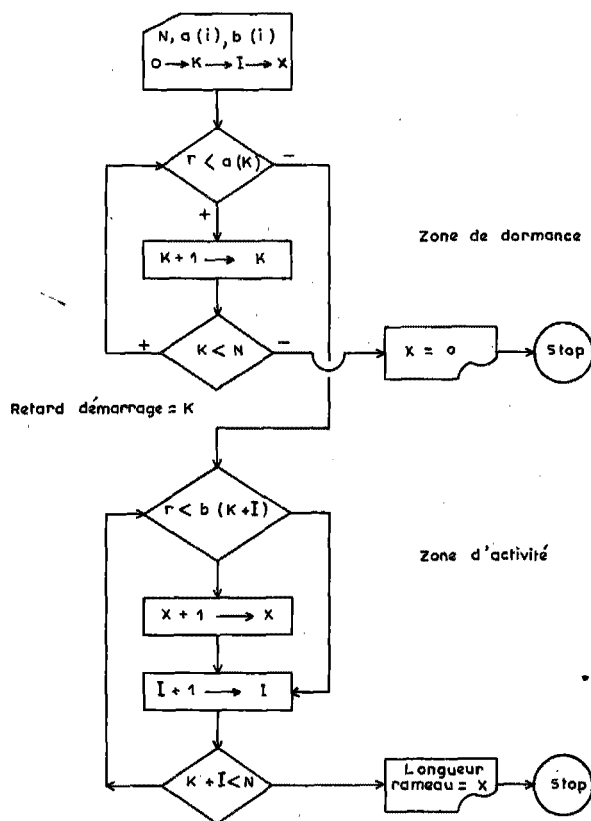


Rameaux secondaires
sylleptiques de *C.
robusta*

Simulation du processus

L'organigramme suivant permet de faire fonctionner des méristèmes dormants selon la loi des probabilités de ramification $a(k)$.

Fig. 1. — Organigramme : fonctionnement d'un rameau axillaire avec dormance préalable



r = nombre au hasard, N = dimension finale du méristème,
 $a(i)$ = probabilité de fonctionnement du méristème,
 $b(i)$ = activité du méristème.

Etude de deux cas simples

La ramification sylleptique

On suppose dans ce cas que le méristème axillaire fonctionne dès sa formation, ou alors qu'il ne fonctionne jamais. La longueur du rameau primaire est donc $N - X$ ou 0.

On a dans ce cas : $a_1 = a$, $a_k = 0$.

Le pourcentage de rameaux formés sur le nombre de méristèmes disponibles donne directement la probabilité de ramification. Pour un nombre fixé de méristèmes axillaires par nœud, on obtient théoriquement une distribution binomiale, s'il n'y a pas de couplage.

La ramification proleptique avec probabilité de fonctionnement constante

Dans ce cas : $a_k = a$.

Les chances de fonctionner pour le méristème sont indépendantes de la dimension. Le tableau suivant donne les relations entre les longueurs des primaires et les probabilités d'avoir ces longueurs en fonction du retard de fonctionnement.

Longueur du rameau primaire	Probabilité de fonctionnement
$N - X$	a
$N - X - k$	$(1 - a)^k a$
$N - X - (N - X)$	$(1 - a)^{N-X}$

L'application des formules précédentes montre que :

$$1 - a_k = \frac{1 - a[1 + (1 - a) + (1 - a)^{k-1}]}{1 - a[1 + (1 - a) + (1 - a)^{k-2}]} = 1 - a$$

$$a_k = a.$$

la longueur moyenne du rameau primaire est :

$$\bar{X} = N - X - \frac{1 - a}{a} [1 - (1 - a)^{N-X}],$$

qui tend vers $N - X$ si $a \rightarrow 1$ et vers 0 si $a \rightarrow 0$.

Théorie de la mesure de la ramification sur l'arbre

Si on se place à un certain niveau de l'arbre, par exemple au vingtième entre-nœud à partir de la cime, et que l'on possède un grand nombre d'individus du même clone, l'expérimentateur peut tirer deux grands types d'information sur les rameaux axillaires vivants (on ne tient pas compte pour l'instant des rameaux morts) :

1) Le nombre de rameaux axillaires étant apparus sur le niveau choisi

(Statistique du nombre d'axillaires par nœud.)

2) L'histogramme de la longueur des rameaux axillaires sur le niveau choisi

(Le stock de méristèmes axillaires disponibles à ce niveau est supposé connu et est une donnée botanique.)

Le cas de la ramification sylleptique est sans difficulté, mais le cas de la ramification proleptique est complexe, même en supposant les axillaires indépendants.

Etude de la statistique des rameaux qui apparaissent à un niveau donné

Etude du nombre de rameaux formés

On se place dans le cas où la probabilité de ramification est constante et vaut « a ».

L'activité du méristème principal étant « p » la dimension à K entre-nœuds du méristème terminal suit la loi binomiale négative (K, p).

Si L est la dimension de l'entre-nœud considéré, la probabilité élémentaire de naissance d'un rameau axillaire vaut :

$$F(L) = a + a(1-a) + \dots + a(1-a)^{L-1} = 1 - (1-a)^L.$$

S'il y a m méristèmes à chaque nœud, la fonction génératrice de la loi de probabilité qui donne le nombre de rameaux axillaires formés vaut (on pose $q = 1 - p$) :

$$G(z) = \sum_{n=0}^{\infty} \binom{K-1+n}{K-1} p^k q^n [(1-a)^{k+n} + (1 - (1-a)^{k+n}) z]^m.$$

On obtient facilement à partir de là les deux premiers moments et les probabilités d'état de la distribution :

$$\bar{m}_k = m \left[1 - \left(\frac{p(1-a)}{1-q(1-a)} \right)^k \right]$$

$$V_k = m \left[\frac{p(1-a)}{1-q(1-a)} \right]^k \left[1 - m \left[\frac{p(1-a)}{1-q(1-a)} \right]^k \right] + m(m-1) \left[\frac{p(1-a)^2}{1-q(1-a)^2} \right]^k$$

$$p(X=h) = \binom{h}{m} \left\{ \sum_{i=0}^h (-1)^i \binom{h}{i} \left[\frac{p(1-a)^{m-h+i}}{1-q(1-a)^{m-h+i}} \right]^k \right\}.$$

Si $p=1$, la loi devient binomiale $[m, 1 - (1-a)^k]$.

Une simulation du processus permet de voir le bon accord avec la théorie sur un échantillon de deux cent cinquante tiges prises au hasard pour $m = 6 : a = 0,05, p = 0,3$ et $K = 10$, on a obtenu :

TABLEAU I

Nombre de rameaux axillaires ayant fonctionné	0	1	2	3	4	5	6
Simulation	0	3	7	17	50	90	83
Théorie	0,1	1	6,3	22,6	55,1	88,7	76

Moyenne simulation : $\bar{X}_s = 4,86$;
Variance simulation : $V_s = 1,23$.
Moyenne théorique : $\bar{X}_t = 4,81$;
Variance théorique : $V_t = 1,16$.

Calcul de la probabilité de ramification « ak »

Nous supposons ici que les méristèmes axillaires d'un même nœud sont indépendants et ont une probabilité de ramification qui ne dépend que de leur dimension, et que le rapport des dimensions de la tige et des rameaux vaut $W = 1$.

Par ailleurs on suppose connu également l'âge moyen à k entre-nœuds du sommet, enfin pour simplifier on pose que le nombre de méristèmes axillaires par nœud est constant et vaut m, et que les étages successifs de la tige ne diffèrent que par leur dimension.

A k étages du sommet, on constate une distribution du nombre de rameaux développés pouvant aller de 0 à m, soit \bar{m}_k le nombre moyen de rameaux apparus.

Le pourcentage de naissance est donc, en donnant la dimension N_k à l'étage k sous le sommet

$$F(N_k) = \frac{\bar{m}_k}{m}.$$

Si l'activité du méristème de la tige est p, on a $\bar{N}_k = K/p$ en moyenne.

On peut donc d'étage en étage avoir la fonction $F(N)$ en fonction de la dimension N et, par suite, calculer les probabilités de ramification $a(N)$ par interpolation :

$$a_N = \frac{1 - F(N-1)}{1 - F(N-2)}.$$

Cette méthode est simple, on peut vérifier qu'elle donne des résultats très corrects pour un « a » constant.

A l'étage K, la probabilité d'avoir un rameau développé est théoriquement :

$$P(K) = 1 - \left[\frac{p(1-a)}{1-q(1-a)} \right]^K,$$

la méthode de mesure propose :

$$P(K) \simeq 1 - (1-a)^{K/p};$$

on peut voir l'excellente concordance entre les deux formules pour, par exemple, $a=0,05, p=0,8$. (tableau II, p. 82).

Remarque : Après une levée de dormance, il peut se faire que l'axe végétatif ne pousse pas si le méristème a une activité plus petite que 1 et subit des pauses successives. Celles-ci sont à distinguer

de la dormance, qui correspond à un état physiologique différent.

TABLEAU II

K	$1 - \left[\frac{p(1-a)}{1-q(1-a)} \right]^K$	$1 - (1-a)^{K/p}$
0	0	0
5	0,272	0,274
10	0,471	0,473
15	0,615	0,617
20	0,720	0,722
25	0,796	0,798
30	0,852	0,853
35	0,892	0,893
40	0,921	0,923

Etude de la distribution des longueurs en entre-nœuds des rameaux formés à un niveau donné

La longueur d'un rameau axillaire proleptique branché à K entre-nœuds du méristème principal est soumis à une triple incertitude.

En effet, la durée de dormance maximale suit une loi binomiale négative (K, p) (p = activité du méristème principal), la levée de dormance peut se faire à n'importe quel moment selon la loi de ramification « a ». Après la levée de dormance, le méristème subit des pauses au hasard selon son activité « b », ce qui ajoute de la variabilité supplémentaire sur la longueur du rameau formé.

Cependant on connaît l'activité « p » du méristème principal et les probabilités de ramification « a(i) » à chaque unité de dimension, d'après l'étude précédente. Théoriquement, on peut donc connaître l'activité « b » des méristèmes secondaires par l'étude de l'histogramme de la distribution des longueurs en entre-nœuds des rameaux axillaires, car le problème est entièrement déterminé.

Etude du cas où les activités « p » et « b » et la ramification « a » sont constantes

En supposant dans un premier temps p = 1, la dimension au niveau K est fixée, la fonction génératrice de la distribution des longueurs des rameaux en entre-nœuds est alors :

$$f(z) = a(1 - b + bz)^K + \dots + a(1 - a)^1 \\ (1 - b + bz)^{K-1} + \dots + a(1 - a)^{K-1} \\ (1 - b + bz) + \dots + (1 - a)^K;$$

en posant $\varphi(z) = \frac{(1 - b + bz)}{1 - a}$, on obtient :

$$f(z) = (1 - a)^K + a(1 - a)^K$$

$$\frac{\varphi(z)}{(1 - \varphi(z))} [1 - \varphi(z)^K].$$

Si p est plus petit que 1, la dimension au niveau K varie alors selon la loi binomiale négative (K, p), la fonction génératrice de ce processus devient alors (on pose q = 1 - p) :

$$G(z) = \sum_{0}^{\infty} C_{K-1+1}^{K-1} p^K q^l \left[(1 - a)^{K+1} + \right. \\ \left. a(1 - a)^{K+1} \frac{\varphi(z)}{(1 - \varphi(z))} [1 - \varphi(z)^{K+1}] \right],$$

ce qui donne :

$$G(z) = \left[\frac{p(1 - a)}{1 - q(1 - a)} \right]^K + \frac{a\varphi(z)}{1 - \varphi(z)} \\ \left[\frac{p(1 - a)}{1 - q(1 - a)} \right]^K - \frac{a\varphi(z)}{1 - \varphi(z)} \\ \left[\frac{p(1 - a)\varphi(z)}{1 - q(1 - a)\varphi(z)} \right]^K.$$

Cette expression montre que les probabilités d'états ne sont pas facilement calculables.

On peut calculer l'espérance mathématique \bar{X} de la longueur des rameaux; on a :

$$\bar{X} = \frac{Kb}{p} - \frac{b(1 - a)}{a} \left[1 - \left[\frac{p(1 - a)}{1 - q(1 - a)} \right]^K \right];$$

le calcul de la variance étant laborieux, il vaut mieux l'obtenir numériquement par

$$V = G''(1) + G'(1) - (G'(1))^2$$

sur un calculateur. Une simulation du processus permet d'apprécier la convergence vers les valeurs théoriques.

On a simulé 1 000 rameaux pour a = 0,05; b = 0,8; p = 0,3; K = 10.

Les valeurs sont en bon accord.

X théorique = 14,4; X simul. = 14,4,

V théorique = 124; V simul. = 119.

Calcul de l'activité des méristèmes axillaires

Dans le cas précédent on peut calculer l'activité des méristèmes axillaires par :

$$b = \frac{\bar{X}}{\frac{K}{p} - \frac{(1-a)}{a} \left[1 - \left[\frac{p(1-a)}{1-q(1-a)} \right]^K \right]}$$

Mais, en général, les paramètres précédents ne sont pas constants. Cependant, on connaît l'activité « p » du méristème principal, la loi de rami-

fication « a(i) » et le type de croissance des rameaux secondaires (ex. : amortie chez le caféier « b¹ »). Comme on possède la distribution des rameaux observés, on procédera à un ajustement empirique par simulation de façon que les histogrammes des longueurs calculées et simulées coïncident de façon satisfaisante au sens du χ_2 .

APPLICATION AU CAFÉIER ROBUSTA

Etude de la ramification des rameaux primaires

Normalement, à chaque étage plagiotrope, on observe deux rameaux primaires, mais des accidents locaux font que les méristèmes ne fonctionnent parfois jamais. Il se produit alors un vide dans l'architecture du caféier à cet endroit.

Pour le Robusta 126, pour 880 méristèmes primaires, on obtient 840 rameaux primaires. 40 ne fonctionnent donc pas ; ceci donne la valeur de la probabilité de fonctionnement sylleptique qui vaut $a = 0,95$ (dans la phase linéaire de croissance).

Dans les phases transitoires, cette probabilité tombe à un seuil plus bas. Ainsi, pour de jeunes Robusta de ce même clone 126 âgés d'un an et demi, on trouve $a = 0,7$. Il y a donc 30 % de manquants (ces arbustes ayant une dizaine d'étages plagiotropes au plus).

Dans le cas de vieux caféiers, la probabilité de fonctionnement sylleptique décroît également.

On a effectué sur de vieux Robusta de collection un relevé des rameaux primaires à chaque étage à partir du sommet des tiges d'un même pied.

Le vieux Robusta suivant portait sur une même souche dix tiges équivalentes, dont les caractéristiques de branchements sont résumées par le tableau suivant :

Les 150 noeuds des tiges du tableau comportent :

96 noeuds portant 2 primaires,

15 noeuds portant 1 primaire,

39 noeuds portant 0 primaire.

La probabilité élémentaire de fonctionner sylleptiquement pour un méristème est donc :

$$a = \frac{96 \times 2 + 15}{300} = 0,69.$$

Notons qu'il y a une forte liaison entre les deux primaires d'un même étage. Si r est le couplage de fonctionnement, nous aurons :

étage à 2 primaires en proportion

$$a(r + (1 - r) a);$$

étage à 1 primaire en proportion

$$2(1 - r) a(1 - a);$$

étage à 0 primaire en proportion

$$(1 - a) (r + (1 - r) (1 - a)).$$

D'après les données, on calcule facilement que le couplage de fonctionnement ou d'avortements simultanés est de 0,75.

Si on excepte les étages 5 et 14, on peut considérer que les non-fonctionnements se sont répartis aléatoirement. Mais si l'on considère maintenant ces étages 5 et 14, on remarque facilement que l'absence de primaire constatée sur toutes les tiges à ces

TABLEAU III

Etage à partir du sommet	Nombre de primaires sur la tige T _i										Total
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	
1	0	2	1	1	2	0	2	0	2	2	12
2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	14
3	2	1	2	0	0	2	0	2	1	2	12
4	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	18
5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
6	0	0	2	2	2	2	5	1	2	1	16
7	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	20
8	2	2	2	1	1	2	0	2	2	2	16
9	2	0	1	1	2	2	2	0	0	2	14
10	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1	18
11	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	20
12	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	18
13	2	2	2	0	2	2	2	0	2	2	16
14	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2
15	2	0	0	2	2	2	2	0	2	2	14

niveaux ne peut être due au hasard. Cela est une preuve morphologique du couplage entre tiges et de l'activité voisine de 1 des méristèmes terminaux de ces tiges. D'autres cas de vieux caféiers conduisent à des résultats similaires.

Etude de la ramification proleptique des rameaux secondaires

(chez le caféier *Canephora* var. *Robusta*, clone IFCC 126.)

Si on prend pour hypothèse que les rameaux primaires d'une même tige sont identiques, à un décalage de dimension près, pendant le régime de croissance permanent, il est facile de calculer la dimension moyenne d'un nœud situé à un rang L de la base du rameau fixé à K étages du sommet. Si la croissance de la tige se fait sous activité constante p du méristème, à la base du rameau, la dimension moyenne est $N_K = \frac{K}{p} \times W$ (W est le rapport de rythme de croissance rameau/tige), sachant que la taille L est reliée au rameau plagiotrope à la dimension N_L par :

$$L = \frac{b}{1-b} (1 - b^{N_L}),$$

on a

$$N_L = \log \left(1 - \frac{(1-b)}{b} L \right) / \log b ;$$

finalement la dimension $N(K, L)$ moyenne d'un nœud primaire situé à K étages du sommet sur le rang L à partir de la base est :

$$N_{(K,L)} = N_K - \log \left(1 - \frac{(1-b)}{b} L \right) / \log b .$$

L'hypothèse de base implique que si l'on fait varier K de dK à L constant, en moyenne les nœuds primaires ne diffèrent que par un écart de dimension : WdK/p .

Comme on connaît le stock de méristèmes axillaires disponibles par nœud et la dimension du nœud de rang L , il est donc possible en faisant des mesures au rang L et en faisant varier le nombre d'étages K d'obtenir la loi de ramification par la technique décrite précédemment.

Les statistiques de rameaux axillaires ont été établies à 10, 15, 20, 25, 30-35 étages du sommet.

Statistiques de la présence de rameaux axillaires sur le premier nœud primaire à 30-35 étages du sommet

Le tableau suivant donne le nombre de rameaux axillaires trouvés au total sur le premier nœud

primaire, pour les données ramenées à 1 093 branches, à 10, 15, 20, 25, 30-35 étages sous le sommet.

TABLEAU IV

Nombre d'étages à partir du sommet	Nombre d'axillaires	%
10	0	0
15	41	0,037
20	59	0,054
25	245	0,22
30-35	328	0,30

Ce tableau montre à l'évidence le caractère « explosif » de la ramification secondaire. A dix étages du sommet, elle est très faible (non décelable sur l'échantillonnage). Jusqu'à vingt étages du sommet, elle reste discrète, mais sur le dernier contrôle à trente étages du sommet, le pourcentage moyen de rameaux secondaires par nœud passe à 0,3.

De toute évidence, ce phénomène est lié à l'affaiblissement du méristème primaire plagiotrope, qui lève l'inhibition du fonctionnement des rameaux secondaires. A vingt étages du sommet, le pourcentage de méristèmes primaires morts est de 36 % et à trente étages, il passe à 90 %.

Malheureusement, 50 % des branches sont tombées à trente étages du sommet — cela oblige à multiplier les mesures —, en outre, on ne peut avoir une statistique valable qu'à cette distance du sommet ; il faudrait faire par exemple six fois plus de mesures à vingt étages du sommet pour avoir des histogrammes aussi fournis qu'au trentième étage. L'affaiblissement du méristème primaire étant lié à la dimension, on étudiera finalement la ramification en fonction de la dimension directement.

Le caractère explosif de cette ramification tend à montrer que tous les méristèmes secondaires dormants à vocation végétative de la branche primaire fonctionnent à la fin du méristème terminal primaire. Le nœud primaire aura donc finalement épuisé tout son stock d'axillaires, la majeure partie donnant des cimes florales et fructifères et le reliquat poussant aléatoirement sous forme d'axes végétatifs, de telle sorte qu'à la mort et à la chute du rameau, tout le stock est épuisé. L'absence de rameau secondaire n'est donc pas due à ce niveau à une dormance, mais à un épuisement du stock d'axillaires en cimes florales.

Un autre fait expérimental est que plus la naissance d'un rameau secondaire a eu lieu tardivement, plus l'amortissement du méristème est fort.

Un rameau axillaire apparu au voisinage de la dimension de la mort du rameau primaire reste très chétif et forme seulement un à deux entrenœuds. Tout se passe comme si tous les méristèmes secondaires étaient couplés directement à l'activité du méristème primaire.

Par exemple, un méristème secondaire apparu à la dimension I du méristème primaire et restant

dormant pendant Z unités aurait une activité de $b^{(1+Z)}$ et non de b^1 à la levée de dormance.

Dans le cas général, on avait supposé que le stock de méristèmes axillaires était constant (M) et que le nombre de rameaux en résultant ne dépendait alors que de la loi de ramification proleptique (a(i)).

Dans le cas du caféier, on connaît certes le stock (12) d'axillaires disponibles, mais on ne sait pas quelle sera la proportion des méristèmes qui se transformera en cimes florales ou en axes végétatifs.

Cependant, une simplification notable intervient du fait que l'on suppose que tous les méristèmes axillaires végétatifs ont fonctionné au voisinage de la mort du rameau primaire. La distribution du nombre de rameaux secondaires par noeud primaire ne dépend plus alors de la loi de dormance, mais seulement de la proportion qui se transforme en axes végétatifs.

On admet que ces conditions interviennent à plus de trente étages du sommet de l'arbre.

Notons que si P1 est la probabilité pour un méristème secondaire de donner un axe végétatif, la distribution de ces axes pour un stock de douze méristèmes doit suivre la loi binomiale (12, P1) dans le cas d'indépendance.

Il faut remarquer pour finir que l'on a confondu les deux méristèmes « tête de série » avec les dix autres dans cette étude. Leur présence étant rare, elle ne perturbe guère le phénomène.

Etude du stock de méristèmes secondaires donnant des axes végétatifs

A trente étages du sommet, sur 1 093 branches restantes, on a dénombré sur les noeuds primaires la statistique suivante de rameaux secondaires en fonction du rang, numérotés à partir de la base du primaire.

TABLEAU V

Rang du noeud	Nombre de secondaires	Probabilité de présence élémentaire
		$P = \frac{N}{1093 \times 12}$
1	328	0,025
2	172	0,0131
3	143	0,0109
4	118	0,0090
5	118	0,0090
6	123	0,0094
7	92	0,0070
8	131	0,0100
9	90	0,0069
10	93	0,0071
11	85	0,0065
12	51	0,0039
13	53	0,0040
14	42	0,0032
15	34	0,0026
16	22	0,0017
17	13	0,0010
18	12	0,0009
19	2	x
20	1	x

Compte tenu de ce qu'il y a douze méristèmes axillaires par noeud primaire, la probabilité de la vocation d'axe végétatif et non de cime florale se calcule en divisant le total des secondaires par douze fois le total des branches.

L'analyse du tableau montre la prédominance du noeud de rang 1 (c'est-à-dire celui à l'attache du tronc), qui possède deux fois plus de rameaux secondaires que le noeud de rang 2. On voit qu'une telle différence ne peut s'expliquer par la différence de dimension entre le noeud de rang 1 et celui de rang 2, qui n'ont qu'une unité de dimension de décalage. Il s'agit bien d'une différence dans le stock de rameaux secondaires disponibles. Entre le deuxième et le huitième noeud, il n'y a pratiquement pas de différence significative, une décroissance s'amorce jusqu'au vingtième noeud, où il n'y a pratiquement plus de rameaux secondaires, pour l'échantillon mesuré.

La diminution du nombre de rameaux secondaires par noeud quand le rang s'élève n'est pas due au fait que les noeuds les plus vieux de rang faible disposent de plus de temps pour faire naître leurs rameaux secondaires que les noeuds de rang élevé plus jeunes, mais à une différence de stock d'axillaires disponibles. Cela sera confirmé plus loin.

Cette différence est due à une spécialisation progressive du méristème terminal vers la fabrication unique de cimes florales, lorsque sa dimension augmente. Ce genre de gradient est d'ailleurs bien connu en botanique lors du vieillissement du méristème. Souvent même, le changement est discontinu et le méristème se transforme avant d'avorter en cime florale.

Régression pour calculer la probabilité de la transformation d'un méristème axillaire en axe végétatif

Sur le Robusta 126, la probabilité élémentaire pour un des douze méristèmes axillaires de se transformer en axe végétatif est, en fonction du rang X,

$$P(X) = 0,025 \quad (X = 1)$$

$$P(X) = \frac{- 8,79 X + 171}{1\,093 \times 12} \quad (X > 1);$$

l'ajustement linéaire donne $r = 0,97$, ce qui est très correct.

Maintenant, connaissant la probabilité élémentaire P_1 d'obtenir un axe végétatif à partir d'un méristème axillaire, si les phénomènes sont dus au hasard, la probabilité de trouver 0, 1, J axillaires par noeud doit être :

$$P(J) = C_{12}^J \times P_1^J \times (1 - P_1)^{12-J}.$$

Toute déviation par rapport à ce choix binomial élémentaire trahit un couplage de proche en proche dans la série des méristèmes axillaires successifs.

Etude du nombre de rameaux secondaires par noeud primaire à trente étages du sommet

Etude du noeud de rang 1

Le premier noeud formé porte, en totalisant les 1 093 branches, 328 rameaux secondaires.

La répartition donne :

- 924 branches n'ayant pas d'axillaire sur ce noeud,
- 91 branches portant 1 axillaire,
- 37 branches portant 2 axillaires,
- 22 branches portant 3 axillaires,
- 4 branches portant 4 axillaires,
- 10 branches portant 5 axillaires,
- 4 branches portant 6 axillaires,
- 1 branche portant 7 axillaires ;

la moyenne donne $m = 0,30$ axillaire/noeud et la variance $V = 0,78$.

La probabilité élémentaire de donner un axe pour un bourgeon étant $P = 328/1\,093 \times 12 = 0,025$.

Comme $V > m$, cet échantillon ne peut provenir d'une loi binomiale ; d'ailleurs la loi binomiale (12, 0,025) prévoit pour les 1 093 branches :

TABLEAU VI

Nombre axillaires/noeud	Loi binomiale	Observé
0	807	924
1	248	91
2	35	37
3	5	22
4	0,2	4
5	0	10

Cela montre qu'il y a un couplage d'un méristème à l'autre d'une même série.

On peut facilement chercher par simulation quelle est la corrélation (ou couplage) qui permet d'ajuster au mieux la théorie et l'observation (selon le même principe que les accroissements dépendants).

On trouve empiriquement que pour $r = 0,5$ on aura une moyenne $m = 0,30$ (obs. = 0,30) et une variance $V = 0,78$ (obs. = 0,78).

Ce couplage entre axillaires sériés d'un même noeud est dit intranodal.

Pour des simulations successives, on trouve (échantillons de 1 093 branches) :

TABLEAU VII

Nombre d'axillaires/noeud	S1	S2	S3	S4	Observé
0	921	915	912	940	924
1	86	91	87	78	91
2	40	49	48	37	37
3	21	19	20	15	22
4	10	12	14	12	4
5	10	4	6	6	10
6	1	1	4	1	4
7	1	1	2	2	1
8	3	0	0	1	0
9	0	0	0	1	0
10	0	1	0	0	0
11	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0

$(\bar{m} = 0,32) \quad (\bar{V} = 0,85).$

On voit que le couplage intranodal entre méristèmes sériés a pour effet de grouper sur un même noeud les méristèmes secondaires végétatifs. Ainsi davantage de noeuds primaires ont une vocation uniquement florale (par rapport à la loi binomiale, 914 contre 807). Numériquement parlant, un méristème sérié qui se transforme soit en axe végétatif, soit en cime florale « conditionne » donc son voisin à en faire autant dans 50 % des cas chez le Robusta 126.

Etude du noeud de rang 2

Pour le rang 2, on observe 172 rameaux secondaires répartis sur 90 noeuds primaires comme suit :

TABLEAU VIII

Nombre axillaires/noeud	Observé	Simulation
0	1 003	996
1	50	52
2	25	23
3	5	11
4	4	5
5	3	4
6	1	1
7	0	0
8	1	0
9	0	0
10	0	0
11	0	1
12	1	0

La probabilité de la vocation végétative valant ici $P = 0,0131$ pour le méristème, on a un ajustement quasi parfait avec un couplage intranodal de $r = 0,5$, comme le montre la simulation.

La moyenne théorique attendue est $m = 0,16$ et la variance $V = 0,41$; la simulation donne $m = 0,17$ et $V = 0,50$ et l'observation $m = 0,16$ et $V = 0,50$.

Etude des autres noeuds

Sur les autres noeuds, l'accord est également bon ; le couplage oscille entre $r = 0,5$ et $r = 0,3$, ce qui n'est pas significatif.

TABLEAU IX

Rang	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Probabilité végétative P =	0,025	0,0131	0,0109	0,009	0,009	0,0094	0,007	0,01	0,0069
Corrélation intra série r =	0,5	0,5	0,4	0,4	0,3	0,4	0,5	0,4	0,3

Le tableau ci-dessus donne les valeurs de la probabilité élémentaire pour un méristème sérié de donner un axe, ainsi que la valeur du couplage intranodal.

On peut adopter un couplage intranodal $r=0,5$.

Calcul du couplage internodal des rameaux axillaires

Pour le Robusta 126, à trente étages du sommet, sur le premier noeud primaire, on a trouvé 169 noeuds portant un ou plusieurs rameaux secondaires, pour les 1 093 branches analysées.

Appelons I l'événement d'avoir un ou plusieurs axillaires et non I celui de ne pas en avoir.

On a $P1 = 169/1\ 093 = 0,155$.

De même, appelons J l'événement d'avoir un ou plusieurs axillaires sur le noeud I, et PI le pourcentage des noeuds axillés.

NI étant le nombre de noeuds axillés, au rang I, NI,J étant le nombre de noeuds axillés à la fois aux rangs I et J (intersection des événements I et J),

On observe la répartition suivante sur les primaires :

N1	N1 et 2	N2
140	29	63
	N1 et 3	N3
154	15	77
	N1 et 4	N4
156	13	66
	N1 et 5	N5
155	14	66
	N1 et 6	N6
150	19	66
	N1 et 7	N7
160	9	59
	N1 et 8	N8
153	16	68

On remarque que l'intersection entre les noeuds de rang 1 et 2 est plus élevée qu'entre les noeuds 1 et les autres. Cela montre un couplage entre le noeud 1 et le noeud 2.

L'application de la théorie montre qu'en moyenne l'intersection entre les noeuds 1 et les autres noeuds devrait être de 14,2 dans le cas d'indépendance.

On constate expérimentalement que la moyenne des intersections entre le noeud de rang 1 et ceux

des rangs 3 à 8 vaut 14,3 (les probabilités changent peu du noeud 2 au noeud 8), il y a donc indépendance à plus deux noeuds d'écart.

Par contre, il faut un couplage de 0,2 entre les noeuds 1 et 2 pour obtenir 29 noeuds 1 et 2 ramifiés ensemble.

Sachant que : $P1 = 169/1\ 093 = 0,155$ et que $P2 = 92/1\ 093 = 0,084$,

Le tableau suivant donne les répartitions attendues pour $r = 0$; $r = 0,2$.

TABLEAU X

			Simulations avec $r = 0,2$			
	$r = 0$	$r = 0,2$	Obs.	S1	S2	S3
N 1 et 2	= 14	30	29	34	23	29
N 1	= 155	140	140	156	158	130
N 2	= 78	62	63	62	65	55
N non (1 et 2)	= 846	862	861	842	848	880

Les trois simulations réalisées donnent une idée de la variation aléatoire. En réalité, s'il y a un couplage de 0,2 entre les noeuds 1 et 2, il y a forcément un couplage de $(0,2)^2$ entre les noeuds 1 et 3, mais celui-ci ($r = 0,04$) est suffisamment faible pour n'être plus décelable.

Etude de l'intersection du noeud de rang 2 avec les autres noeuds

On observe les données expérimentales suivantes (on a ici $P2 = P3 = 0,084$) :

N2	N2,3	N3
66	26	66
	N2,4	N4
82	10	69
	N2,5	N5
83	9	71
	N2,6	N6
79	13	72
	N2,7	N7
85	7	58
	N2,8	N8
80	12	72

Si il y avait indépendance entre le noeud de rang 2 et les autres noeuds, on devrait avoir une moyenne $N2,I = 8$.

Pour $I > 3$ on trouve $N2,I = 10$, ce qui est

en bon accord avec la valeur théorique. Pour $I = 3$, on a $N_{2,3} = 26$.

Le tableau suivant donne les valeurs théoriques et observées.

TABLEAU XI

	$r = 0$	$r = 0,2$	Observé
N 2,3	8	25	26
N 2	84	67	66
N 3	84	67	66
N non (2 et 3)	917	933	935

On voit que là encore l'accord est parfait pour $r = 0,2$.

Le même phénomène s'observe entre tous les nœuds adjacents jusqu'au nœud 8. Le couplage observé vaut pour deux nœuds adjacents, sensiblement $r = 0,2$.

Effet des couplages inter et intranodaux sur la spécialisation des branches

Les deux types de couplage mis en évidence ont pour effet de regrouper les branches d'une part vers la production fructifère et d'autre part vers la production d'axes végétatifs.

Appelons P la probabilité des événements : A_1, A_2, A_N . Si les événements sont indépendants, la probabilité de n'avoir ni A_1 , ni A_2 , ni A_N est $(1 - P)^N = P$ non ($A_1 \dots A_N$); maintenant si le couplage entre deux événements consécutifs est r , on aura :

$$P \text{ non } (A_1 \dots A_N) = (1 - P) \times (r + (1 - r)(1 - P))^{N-1},$$

de même la probabilité d'avoir A_i et A_j ensemble est :

$$P(A_i \text{ et } A_j) = P \times r^{(i-j)} + P^2(1 - r^{(i-j)})$$

du fait du couplage.

Application au caféier

On sait qu'il y a douze méristèmes axillaires par nœud : on connaît les probabilités élémentaires de ramification pour chaque rang :

$$(P(1) = 0,025 \dots P(18) = 0,0009 \text{ (voir tableau)}).$$

S'il n'y avait pas de couplages intra et internodaux, on devrait trouver un nombre théorique N de rameaux primaires non ramifiés de

$$N = \left[\prod_{i=1}^{18} (1 - P(i))^{1,2} \right] \times 1093 = 224$$

(pour les 1093 branches sur les 18 nœuds pri-

maires (rang 1 à 18) où la ramification est non négligeable).

Si maintenant, on fait intervenir les couplages intra et internodaux (respectivement valant 0,5 et 0,2), on a, en posant

$$A(I) = [1 - P(I)] \times [0,5 + 0,5(1 - P(I))]^{1,1}$$

$$N = \left[(1 - A(1)) \times \prod_{i=2}^{18} (0,2 + 0,8(1 - A(i))) \right] \times 1093 = 545.$$

Or on observe sur les 1093 branches, 521 branches non ramifiées ! Ce qui est en bon accord.

Notons que le couplage intranodal (0,5) ajoute aux 224 rameaux non ramifiés, dans le cas de l'indépendance, 250 rameaux et le couplage internodal (0,2) en ajoute 71. Le nombre de rameaux fructifères primaires a plus que doublé par le jeu des couplages. On assiste donc à un début de spécialisation. Certains rameaux primaires ont une vocation végétative et d'autres une vocation fructifère.

Calcul de la ramification proleptique et de l'activité des bourgeons secondaires du Robusta 126

La différence entre les six premiers nœuds en ce qui concerne la dimension est suffisamment faible (cinq unités) par rapport aux cinquante unités de l'étage (30-35) pour qu'on puisse les regrouper.

En ramenant toutes les données au même nombre de branches à tous les étages (pour 1093 branches), on trouve la statistique suivante pour les six premiers nœuds.

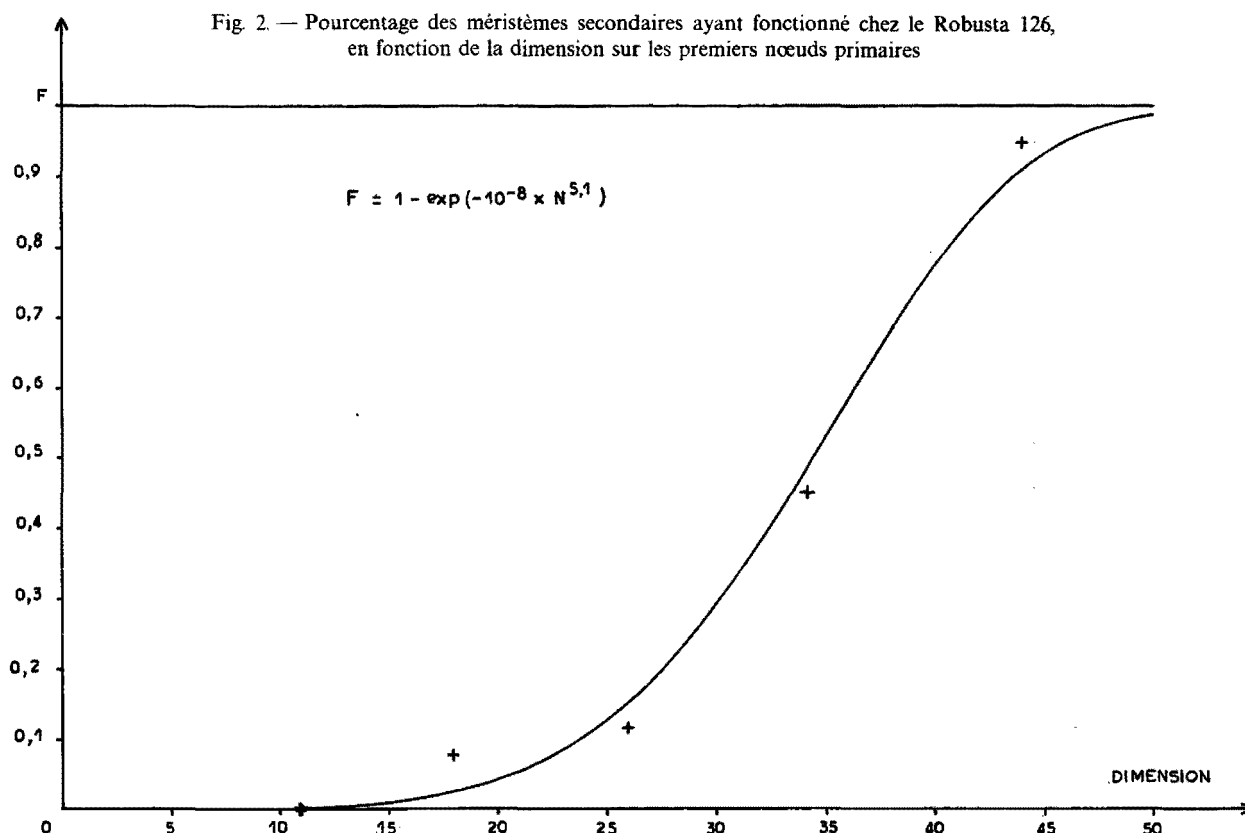
TABLEAU XII

Etage à par-tir du sommet	Dimension moyenne	Nombre de secondaires	Probabilité de démarrage F
10	11	0	0
15	18	81	0,08
20	26	122	0,12
25	34	464	0,43
30-35	44	1002	0,95

On constate le saut brutal du fonctionnement entre le vingtième et les trente-trente-cinquième étages. Ceci montre une levée de l'inhibition de la dormance des méristèmes secondaires et autorise à penser que tous les méristèmes végétatifs encore disponibles se mettent à fonctionner. On s'accorde arbitrairement 95 % du stock de méristèmes secondaires ramifiés au trentième étage. De toute façon, la chute des rameaux primaires ne permet pas d'aller plus loin.

La sigmoïde du pourcentage de rameaux qui

Fig. 2. — Pourcentage des méristèmes secondaires ayant fonctionné chez le Robusta 126, en fonction de la dimension sur les premiers nœuds primaires



apparaissent en fonction de la dimension s'accorde bien avec la fonction ajustée (voir figure).

$$F_{(N)} = 1 - \exp(-10^{-8} \times N^{5.1}).$$

Posons $G = 10^{-8} \times N^{5.1}$; la probabilité de ramification « a » vaut alors pour la dimension N :

$$a(n) = 1 - \exp(-(G(N-1) - G(N-2)))$$

et le pourcentage de rameaux secondaires apparaissant à la dimension N vaut :

$$f_{(N)} = \exp(-G(N-1)) - \exp(-G(N)).$$

Le tableau suivant donne ces variables pour N de 5 en 5.

TABLEAU XIII

N	$F_{(N)}$	a	$f_{(N)}$
0	0	0	0
5	0	0	0
10	0	0	0
15	0,01	0	0
20	0,04	0,01	0,01
25	0,13	0,02	0,02
30	0,29	0,05	0,04
35	0,53	0,09	0,05
40	0,77	0,15	0,04
45	0,93	0,23	0,02
50	0,99	0,34	0,01

Hypothèses sur le fonctionnement des méristèmes axillaires

Si on prend la taille moyenne et la variance des rameaux secondaires vivants situés sur le premier nœud primaire à trente étages du sommet, on trouve :

$$X = 7,1$$

et

$$V = 16,2 \text{ (273 rameaux) (variance totale).}$$

Considérons les nœuds portant un seul rameau, on trouve :

$$X = 7,4 \text{ et } V = 13,7 \text{ (91 ddl).}$$

Considérons les nœuds portant deux ou plusieurs rameaux, on trouve :

$$X = 7,1$$

et

$$V = 16,8 \text{ (182 ddl) (variance intranodale).}$$

S'il y avait un quelconque couplage entre les pauses et les accroissements des méristèmes secondaires d'un même nœud primaire, on devrait observer pour une même taille une notable diminution de la variance. Or il n'en est rien ; on peut donc conclure que les naissances des rameaux secondaires d'un même nœud primaire sont indépendantes et ne dépendent que de la valeur de la probabilité de ramification.

Dépendance des méristèmes axillaires vis-à-vis du méristème primaire

Si l'on regarde l'évolution de la taille et de la variance de la population des rameaux secondaires en fonction du rang du noeud primaire porteur, on observe la statistique suivante :

TABLEAU XIV

Rang	Taille X	Variance V	ddl
1	7,1	16,2	273
2	7,1	23,7	148
3	6,1	13,4	111
4	5,5	10,2	97
5	6,2	13,6	90
10	5,6	6,7	76
15	5,1	13,8	24

On constate que la taille et la variance des rameaux secondaires sont quasi indépendantes du rang primaire. Cela est la preuve que la ramification ne dépend pas seulement du moment où le méristème secondaire est formé, mais surtout de l'inhibition causée par le méristème primaire. Autrement, les rameaux secondaires placés sur des noeuds primaires d'un rang plus élevé devraient être notablement plus courts, car de formation plus récente ; autrement dit, tous les méristèmes sont soumis à la même inhibition.

Cela revient à dire que la valeur de la probabilité de fonctionnement « a » doit être indexée sur l'âge du méristème primaire.

Prenons par exemple les noeuds de rang 1 et de rang 10, à trente étages du sommet où la dimension du primaire est de 47. L'âge du premier noeud est 47 - 1 = 46; l'âge du dixième noeud est 47 - 13 = 34.

Cependant, les probabilités de ramification sont de a(47) = 0,27 pour les méristèmes axillaires. Simultanément, tous les méristèmes dormants ont la même chance de fonctionner. Notons que tant que le primaire n'a pas au moins vingt unités de dimension, les chances de fonctionnement sont très faibles.

Activité amortie des méristèmes secondaires

On constate expérimentalement que plus un rameau secondaire apparaît tôt, plus il est vigoureux. Par contre, plus il apparaît tard, plus il reste chétif et végété (rameau de un à deux noeuds seulement).

Les rameaux secondaires qui naissent de façon sylleptique prennent en moyenne une taille équivalente à celle de la portion de primaire comprise entre le méristème primaire terminal et l'attache du secondaire, quel que soit le rang de cette attache.

Ceci nous fait formuler l'hypothèse suivante :
Appelons b l'amortissement présumé du

méristème secondaire. Supposons que nous nous placions sur le noeud de rang I formé à la dimension K du méristème primaire. Si maintenant la dimension du primaire est N et que l'inhibition du méristème s'est faite sur Z unités de dimension après sa formation, l'activité du méristème secondaire sera :

b = b^{K+Z}

la taille en entre-noeuds sera en moyenne :

X̄ = b^{K+Z}(1 + b + b^2 + b^{N-(K+Z)})

soit

X̄ = b^{K+Z} \frac{(1 - b^{N-(K+Z)+1})}{1 - b};

de même la variance sera :

V = \sum_0^{N-(K+Z)} b^{K+Z+1}(1 - b^{K+Z+1}).

Vérification de ces hypothèses par simulation

On connaît la loi de ramification

1 - a(N) = exp[- G(N - 1) + G(N - 2)]
avec G = 10^{-8} N^{5,1}.

Par essais successifs, on trouve que les meilleures simulations sont données pour b^N = (0,98)^N. L'amortissement du secondaire est donc plus faible que celui du primaire (0,97^N).

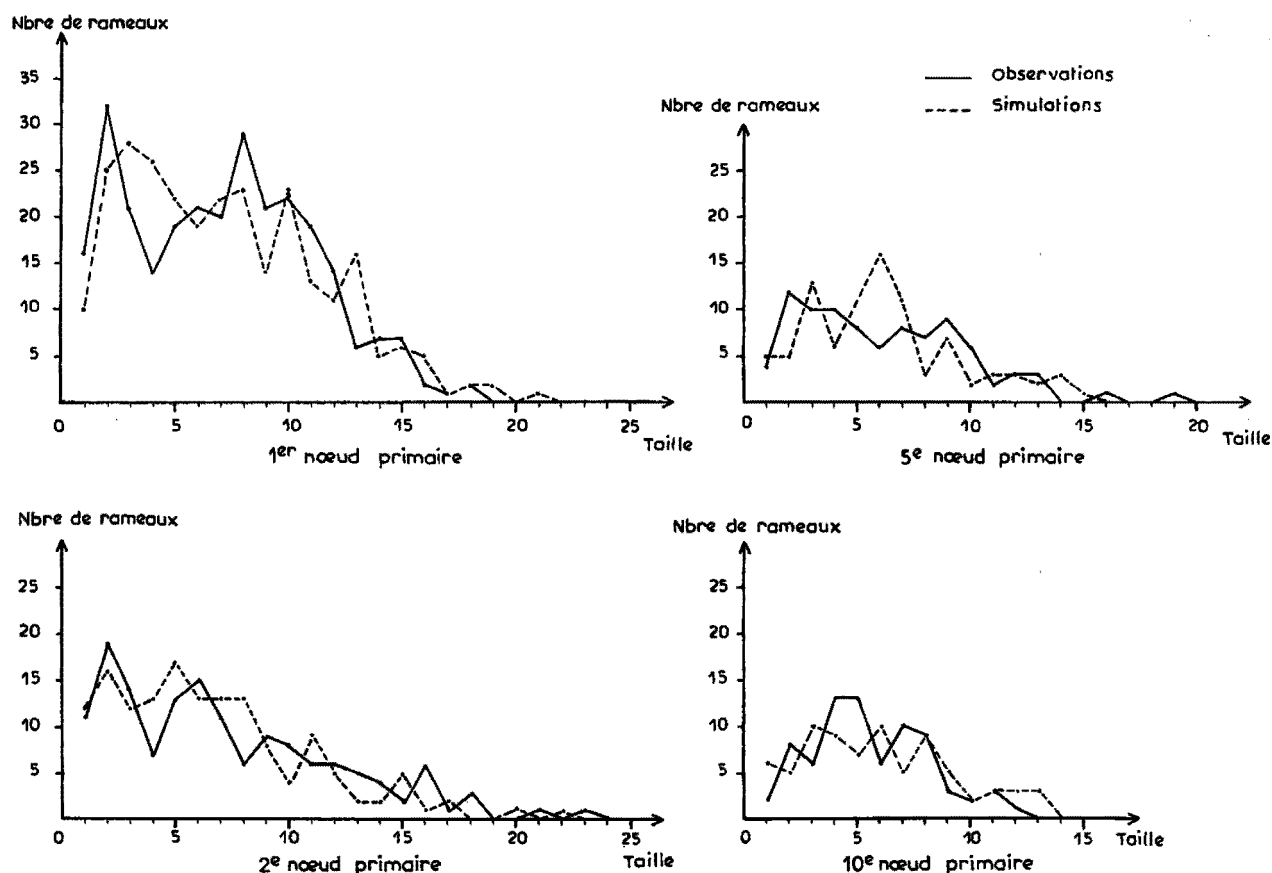
Le tableau suivant compare les moyennes et les variances des distributions des secondaires observés et simulés.

TABLEAU XV

Emplacement secondaire sur primaire rang	ddl	X obs.	X simul.	V obs.	V simul.
1	273	7,1	6,4	16,2	16,4
2	148	7,1	6,6	23,7	18,3
3	111	6,1	6,5	13,7	17,0
4	97	5,5	6,2	10,2	11,3
5	90	6,2	6,2	13,6	11,4
10	76	5,6	5,9	6,7	10,7
15	24	5,0	5,8	13,8	11,8

On constate le bon accord entre les simulations et les observations. Naturellement les accords sont aussi bons par exemple sur le sixième noeud primaire. A titre d'exemple, nous donnons les graphiques des histogrammes de la taille des secondaires vivants branchés sur les noeuds primaires de rangs 1, 2, 5, 10. On peut observer le chevauchement satisfaisant des simulations et des observations.

Fig. 3. — Distribution des longueurs en entre-nœuds des rameaux secondaires vivants sur les nœuds primaires



Situation au vingtième étage sous le sommet de l'arbre

Si on effectue un contrôle au vingtième étage du sommet sur le premier nœud primaire, qui est aussi plus fourni en secondaires (ce qui est normal puisque ceux-ci sont proportionnels au stock), on observe une taille moyenne $X = 2,53$ et une variance $V = 3,27$ (15 ddl).

La simulation propose $X = 2,0$ et $V = 3,87$.

On voit que les lois de la ramification et de l'activité des méristèmes axillaires sont extrapolables d'un étage à l'autre.

Etude de la mortalité des méristèmes secondaires du Robusta 126

Jusqu'au vingtième étage sous le sommet, on n'observe pas de mortalité des méristèmes secondaires.

Au trentième étage, on constate une mortalité quasi uniforme de 20 % tout le long du rameau primaire. Cela montre que la mortalité est sous le contrôle du méristème terminal primaire, comme

c'est le cas pour la ramification et l'activité. Cette mortalité croît très rapidement du fait de l'inéluctable chute du rameau primaire.

La loi de la mortalité des rameaux secondaires est calquée ici sur celle des rameaux primaires, ce qui donne une précision suffisante pour les simulations. Il n'y a pas de différence entre la statistique de la taille des rameaux vivants et celle des rameaux morts, du fait de la ramification proleptique marquée et de la faible activité des secondaires. Ainsi on observe au nœud de rang 1 :

pour 60 rameaux morts et 273 rameaux vivants, les tailles et les variances suivantes :

$$\begin{aligned} X \text{ morts} &= 6,9 & X \text{ vivants} &= 7,1 \\ V \text{ morts} &= 21,8 & V \text{ vivants} &= 16,2 \end{aligned}$$

et sur le nœud de rang 15

$$\begin{aligned} X \text{ morts} &= 5,1 & X \text{ vivants} &= 5,0 \\ &(10 \text{ ddl}) &&(24 \text{ ddl}) \\ V \text{ morts} &= 11,9 & V \text{ vivants} &= 13,8. \end{aligned}$$

Cela montre que pour le calcul du nombre de nœuds total, la distinction mort ou vivant n'a pas d'importance.

Etude d'un autre Robusta, le clone 197

TABLEAU XVI

Rang du noeud primaire	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Nombre de secon- daires branchés	56	60	70	54	56	76	66	48	56	36	21	22

Pour le clone 197, on a obtenu la statistique ci-dessus pour le nombre de rameaux secondaires branchés en fonction du rang à trente-deux étages du sommet pour un total de 1 344 branches.

On constate que ce clone a une ramification proleptique secondaire plus faible que celle du Robusta 126. Par ailleurs, la prédominance du noeud de rang 1 a disparu.

Pour un nombre moyen de quarante-quatre noeuds primaires ramifiés, sur les neuf premiers rangs, on trouve que le nombre moyen à la fois I et J ramifiés est de 6, sur les 1 344 branches. Ce nombre étant indépendant de l'éloignement des rangs; exemple :

1 et I	Nombre de cas
1 et 2 ramifiés	8
1 et 3 —	3
1 et 4 —	9
1 et 5 —	6
1 et 6 —	5
1 et 7 —	6
1 et 8 —	3
1 et 9 —	6

Cependant, l'intersection des événements I et J devrait être en moyenne, du fait du hasard, de :

$$N = 1\,344 \times \left(\frac{44}{1\,344} \right)^2 = 1,5.$$

De ceci, on conclut qu'il y a un effet branche certain. En effet, sachant que les événements A et B se produisent quarante-quatre fois en moyenne chacun et que l'on trouve à la fois A et B, six fois, il faut dans le cas d'indépendance 325 tirages.

Une bonne hypothèse est donc de séparer le lot de branches en deux parties, d'une part les branches ramifiables (325) et d'autre part les branches non ramifiables ($1\,344 - 325 = 1\,019$).

Pour le lot de branches ramifiables, on calcule, pour les neuf premiers rangs des noeuds fructifères (qui ont un stock de méristèmes constant) : la probabilité d'avoir un axe végétatif :

$$P = 0,015\,4$$

et le couplage intranodal :

$$V = 0,2;$$

le couplage internodal est nul d'après ce qui précède.

On peut vérifier sur le nombre de branches non ramifiées la validité des hypothèses.

La théorie en donne : $1\,019 + 53 = 1\,072$.

L'observation en donne : 1 061.

Ce qui est en bon accord.

On voit que les processus de ramification de ce clone sont bien différents de ceux du clone 126.

L'étude de ce clone s'arrête là, car les histogrammes des rameaux secondaires sont trop peu fournis pour avoir une précision suffisante.

Discussion

Le fonctionnement de la ramification chez le caféier est plus complexe à modéliser que les processus de croissance et de mort des méristèmes.

D'une part il apparaît des couplages perturbateurs et d'autre part la principale complication vient du fait que la longueur d'un rameau secondaire dépend non seulement de son activité, mais aussi de sa dormance initiale.

Ajoutons à cela que la ramification secondaire étant un phénomène rare, chez le Robusta, il faut multiplier les mesures pour le définir correctement. C'est ainsi que certains clones ne peuvent être analysés (clone 182). Dans les deux clones analysés (clones 126 et 197), on a pu mettre en évidence des différences notables. Chez le clone 126 (le plus ramifié), le noeud de rang 1 des primaires a la particularité de porter deux fois plus de secondaires que les autres. Ce fait se retrouve sur les autres stations de l'IFCC en Côte d'Ivoire. Cette particularité n'existe pas chez le clone 197, où le stock de secondaires est homogène d'un rang à l'autre des primaires.

Notons que d'une station à l'autre, le fonctionnement des tiges et des rameaux primaires d'un clone donné est très semblable. Il n'en est pas de même pour les secondaires pour lesquels l'intensité de la ramification peut changer grandement (cependant le fonctionnement des rameaux secondaires formés reste semblable).

Cela montre clairement que la ramification secondaire est la plus sensible aux conditions édapho-climatiques. Ainsi le pourcentage des méristèmes secondaires qui donnent des axes végétatifs est variable.

Chez le clone 197, l'étude a montré que toutes les branches primaires ne sont pas potentiellement ramifiables en secondaires (24 %); le couplage intranodal est faible (0,2) et le couplage internodal nul. Chez le clone 126, toutes les branches sont ramifiables; de plus, le couplage intranodal est fort (0,5) et un couplage internodal apparaît (0,2).

Clairement, on voit se dessiner le processus de la ramification et sa variabilité.

Si l'on part d'un Robusta théorique, sans possibilité de porter des rameaux secondaires, vers un Robusta hautement ramifiable, on assistera au phénomène suivant :

D'abord quelques branches sont touchées par le processus de ramification. Les couplages intranodaux sont faibles; il n'y a pas de couplage internodal.

Puis on passera progressivement à un Robusta dont toutes les branches primaires sont ramifiables;

parallèlement les couplages intranodaux augmentent et les couplages internodaux apparaissent.

A la limite, on obtiendra un Robusta théorique dont toutes les branches primaires sont ramifiables avec des couplages intra et internodaux valant 1. Sur de telles branches, si un méristème secondaire d'un rang donné à vocation végétative fonctionne, tous les autres méristèmes de même nature fonctionnent aussi sur ce rang et sur les rangs suivants.

On peut observer ce phénomène chez les espèces Arabica et Arabusta par exemple, où la ramification secondaire est abondante même sans taille de l'arbre. On distingue d'une part des rameaux primaires non ramifiés et d'autre part des rameaux primaires portant des secondaires par série sur des noeuds de rangs adjacents, ce qui met en évidence les couplages intra et internodaux.

Sur de tels arbres, on voit en effet nettement que la distribution des rameaux secondaires ne se fait pas au hasard et qu'il y a des regroupements significatifs.

SIMULATION EN DEUX DIMENSIONS DE L'ARCHITECTURE DU CLONE ROBUSTA 126 AVEC UN CALCULATEUR HP 9825

Avec la quantification des processus de la ramification secondaire, on peut considérer que l'on a désormais toutes les données nécessaires et suffisantes pour la simulation du caféier Robusta.

Des études précédentes on connaît les lois de croissance des tiges et des rameaux primaires ainsi que les processus de mortalité.

Pour le Robusta clone 126 :

— il s'écoule 1,5 unité de dimension par mois pour le méristème orthotrope de la tige,

— le rapport des rythmes de croissance rameau/tige vaut 1,3,

— l'activité orthotrope : $p = 0,9$,

— l'amortissement plagiotrope : $b = 0,97$ (2 rameaux/étage),

— la viabilité plagiotrope

$$C(N) = \exp \{ -4 \times 10^{-7} [(N-1)^4 - (N-2)^4] \},$$

— la loi de chute des rameaux primaires (quinze unités de dimension après la mort),

— la probabilité de ramification sylleptique primaire $a_1 = 0,95$.

— la probabilité d'avoir un méristème secondaire à vocation végétative sur les douze méristèmes axillaires en fonction du rang

$$P(1) = 0,025$$

$$P(X) = -\frac{8,79 X + 171}{1\,093 \times 12} \quad (X > 1),$$

— les couplages inter et intranodaux des méristèmes secondaires : respectivement (0,2; 0,5),

— la probabilité de ramification proleptique secondaire :

$$a(N) = 1 - \exp[-10^{-8}[(N-1)^{5,1} - (N-2)^{5,1}]],$$

— l'amortissement du rameau secondaire après z unités de dormance : $0,98^z$,

— la loi de mortalité des rameaux secondaires calquée sur celle des primaires.

Si l'on veut disposer en plus correctement les organes végétatifs (feuilles et fruits), il suffit de connaître la durée de vie d'une feuille (~ 10 mois) et l'âge de l'apparition des fruits sur un noeud et la durée de vie fructifère de ce noeud (respectivement 6 et 14 mois).

On peut alors procéder à l'élaboration d'un programme de simulation d'un caféier à un âge donné avec un dessin de l'architecture de l'arbre effectué par une table traçante pilotée par le calculateur.

Cent simulations du clone 126 ont été réalisées à l'âge de cinq ans. Les caractéristiques principales de l'arbre moyen sont :

nombre de noeuds de la tige : 63 ± 5 ;

nombre de noeuds primaires (restés sur l'arbre) : $1\,047 \pm 172$;

nombre de noeuds secondaires : 142 ± 103 .

A titre de contrôle, on a entièrement analysé dix tiges au hasard sur la parcelle où ont été faites les mesures, ce qui constitue un travail fastidieux. On trouve pour la moyenne des dix tiges :

nombre de noeuds de la tige : $N_0 = 62$;

nombre de noeuds primaires : $N_1 = 1\,069$;

nombre de noeuds secondaires : $N_2 = 135$.

Ces valeurs sont bien en accord avec les simulations.

On a sélectionné six dessins de caféiers tirés des cent simulations pour leurs caractéristiques :

Le n° 1 est celui qui porte le moins de secondaires, le n° 2 est celui qui est le plus proche de l'arbre moyen, le n° 3 est celui qui porte le plus de secondaires, le n° 4 est celui qui porte le moins de noeuds primaires, les n°s 5 et 6 sont deux tirages au hasard parmi les restants.

Ces dessins rendent bien compte de ce que l'on peut appeler la variabilité clonale. On constate que,

comme sur l'arbre lui-même, la fructification apparaît d'abord à la base des branches jeunes, pour avoir finalement une position apicale. Les vieilles branches se dénudent entièrement en organes végétatifs et tombent. Cela est dû à l'arrêt de croissance, puis à la mort du méristème primaire. On voit que la position des organes végétatifs sur la plante est la résultante directe de sa croissance dynamique.

La variabilité architecturale clonale constatée entraîne évidemment des différences de rendement, qui peuvent être importantes pour deux individus excentriques par rapport à la moyenne, bien que tirés de la même distribution ; c'est le cas par exemple des dessins 3 et 4.

CONCLUSION

L'étude des processus de la ramification chez le caféier Robusta vient compléter les deux études précédentes qui portaient sur la croissance et la mortalité des méristèmes.

La ramification sylleptique des rameaux primaires met en évidence des phénomènes de couplages entre les deux méristèmes primaires d'un même noeud orthotrope. La probabilité de ramification d'un rameau primaire est élevée chez le Robusta. Elle atteint 0,95 chez le clone 126.

La ramification proleptique des rameaux secondaires nécessite une approche par étape. On étudie d'abord la probabilité de faire un axe végétatif pour un méristème secondaire. Cette probabilité diminue graduellement de la base du primaire jusqu'au méristème terminal en fonction du rang. Les noeuds primaires terminaux n'évoluent pratiquement qu'en cimes florales. Le stock de méristèmes secondaires à vocation végétative étant connu à un rang donné, on étudie la probabilité de fonctionnement par rapport à la dimension, autrement dit, la loi de dormance ; celle-ci est de type sigmoïde. A partir de là, on peut étudier l'activité des méristèmes secondaires ayant fonctionné. Le calcul de la ramification secondaire est alors résolu.

On met en évidence que chez le caféier Robusta, tous les rameaux primaires ne sont pas forcément ramifiables (ex. clone 197). Il existe des couplages entre méristèmes d'un même noeud et entre noeuds voisins.

Ces couplages ont tendance à regrouper les ramifications secondaires sur certaines branches primaires seulement, les autres ne portant que des cimes florales. Ce phénomène ne ressort que par le calcul chez le Robusta, alors qu'il apparaît visuellement chez d'autres espèces comme l'Arabica.

Des différences majeures séparent les clones entre eux en ce qui concerne la ramification secondaire. Si l'on part du clone 182, qui ne porte pratiquement pas de rameaux secondaires, pour aboutir au clone 126, qui est le plus ramifié des clones étudiés, en passant par le clone 197, on observe une augmentation progressive de tous les paramètres qui contrôlent la ramification proleptique secondaire, avec l'apparition de couplages entre méristèmes.

Les simulations réalisées du modèle mathématique permettent de se rendre compte visuellement de la variabilité architecturale clonale. Celle-ci peut expliquer une bonne part des différences de rendements observables entre arbres d'un même clone.

Cependant, les tracés d'arbres réalisés, bien qu'ils rendent compte correctement du fonctionnement des méristèmes, sont schématiques (en deux dimensions, longueur d'entre-noeud et angles de branchement arbitraires).

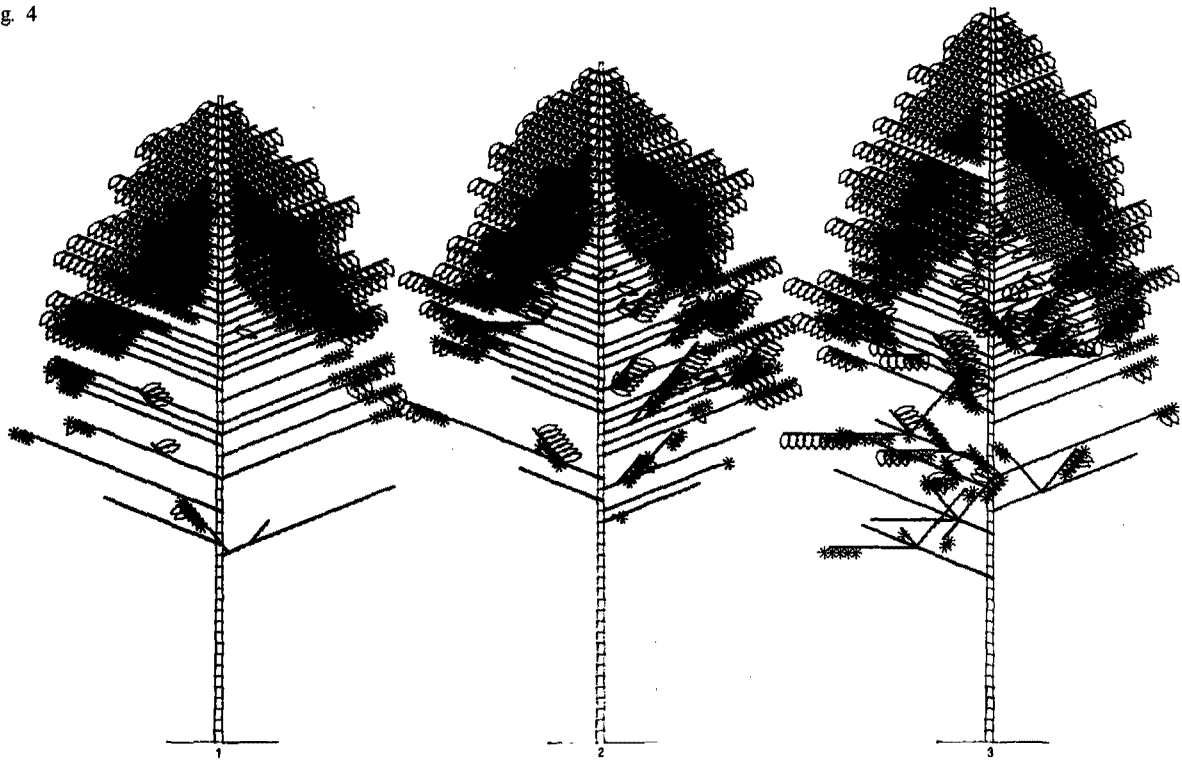
L'étape suivante est l'intégration des paramètres géométriques et mécaniques du caféier, pour permettre une simulation en trois dimensions plus complète de l'architecture de cet arbre.

BIBLIOGRAPHIE

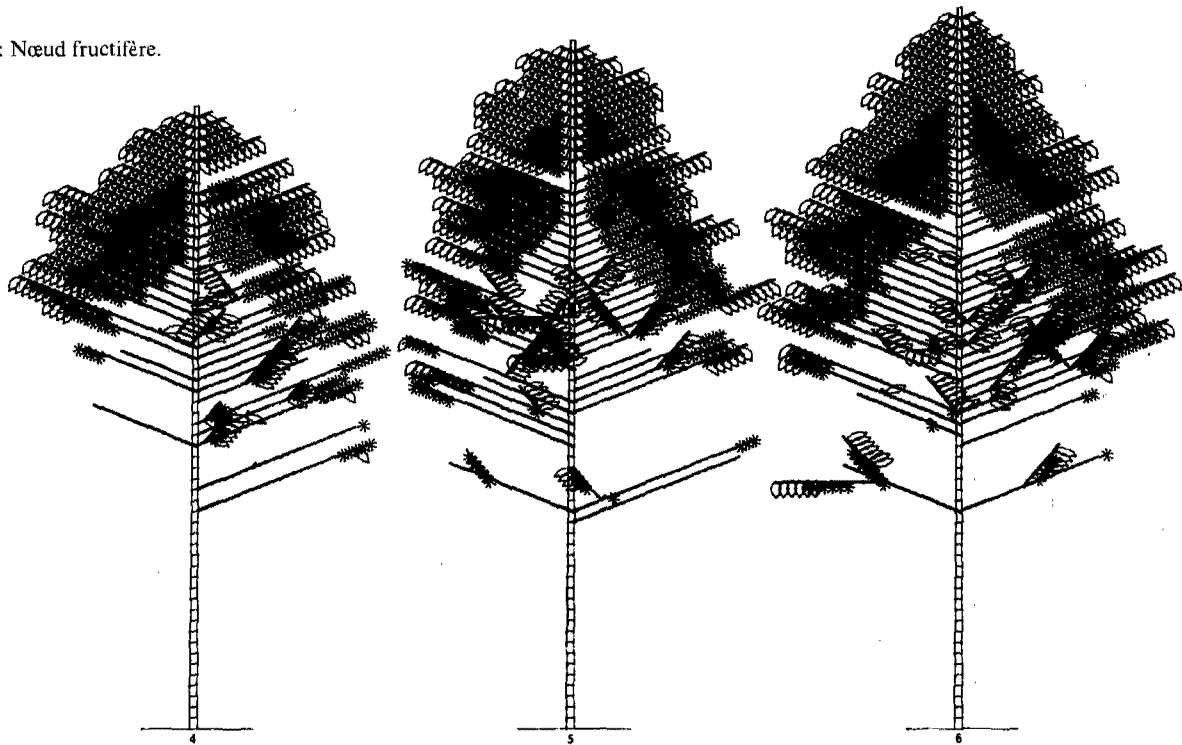
- BELL. — Rhizome organization in relation to vegetative spread in *Medeola virginiana*. *Journal of Arnold Arboretum* (Cambridge Mass.), vol. 55, 1974.
- BELL. — Computerized vegetative mobility in rhizomatous plants. Lindenmayer, Rosenberg; North Holland Company (Amsterdam), 1976.
- CAVE (R.). — Expressions générales concernant la fiabilité de systèmes réparables. *Rev. Stat. Appl.* (Paris), vol. 16, n° 1, 1968.
- FISHER, HONDA. — Computer simulation of branching pattern and geometry in *Terminalia* (Combretaceae), a tropical tree, 1977.

- FRIJTERS, LINDENMAYER. — Paracladial systems. Lindenmayer, Rosenberg. North Holland Company (Amsterdam), 1976.
- HALLÉ, OLDEMAN. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson et Cie (Paris), 1970.
- HALLÉ, OLDEMAN, TOMLINSON. — Tropical trees and forests, an architectural analysis. Springer Verlag (Berlin), 1978.
- HONDA, FISHER. — Tree branch angle. Maximising effective leaf area. *Science*, vol. 199, 1978, p. 888-890.

Fig. 4



* : Nœud fructifère.



LUCK. — Elementary behavioural rules as a foundation for morphogenesis. *J. theor. Biol.* (Londres), 54, 1975, p. 23-24.

MOENS. — Les bourgeons végétatifs et génératifs du *Coffea canephora* Pierre. Etude morphologique et morphogénétique. Institut Carnoy et Louvain, Lab. cyt. et bot., 15 déc. 1961, 244 p.

MOENS. — Etude écologique du développement génératif et végétatif des bourgeons de *Coffea canephora* Pierre. INEAC (Bruxelles), série scientifique, n° 96, 1962, 103 p. 16 x 25.

REFFYE (de). — Modélisation et simulation de la verse du caféier, à l'aide de la théorie de la résistance des matériaux. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XX, n° 4, oct.-déc. 1976, p. 251-272.

REFFYE (de). — Modélisation de l'architecture des arbres tropicaux par des processus stochastiques. Thèse doctorat ès science n° 2193, Université de Paris-Sud (1979).

REFFYE (de). — Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. I. Etude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 2, avril-juin 1981, p. 83-104.

REFFYE (de). — Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. II. Etude de la mortalité des méristèmes plagiotropes. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 4, oct.-déc. 1981, p. 219-230.

REFFYE (de), SNOECK. — Modèle mathématique de base pour l'étude et la simulation de la croissance et de

l'architecture du *Coffea robusta*. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XX, n° 1, janv.-mars 1976, p. 11-32.

ROUANE. — Un modèle de la ramification de la croissance végétale en tant qu'image de la différenciation cellulaire. *C. R. Acad. Sc. (Paris)*, t. 285, 26 sept. 1977.

SNOECK, REFFYE (de). — Influence des engrais sur l'architecture et la croissance du caféier Robusta. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXIV, n° 4, oct.-déc. 1980, p. 259-266.

REFFYE (Ph. de). — **Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. III. Etude de la ramification sylleptique des rameaux primaires et de la ramification proleptique des rameaux secondaires.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXVI, n° 2, avril-juin 1982, p. 77-96, 3 photos, 4 fig., 16 tabl., 18 réf.

Cette étude détaillée des processus de ramifications primaire et secondaire chez des caféiers Robusta, cultivés à raison de 1 300 pieds/ha, avec quatre tiges par pied et en croissance libre, complète deux études antérieures qui portaient sur la croissance et la mortalité des méristèmes.

La ramification sylleptique des rameaux primaires met en évidence des phénomènes de couplage entre les deux méristèmes primaires d'un même nœud orthotrope. Chez le caféier Robusta, tous les rameaux primaires ne sont pas forcément ramifiables; il existe des couplages entre méristèmes d'un même nœud et de nœuds voisins qui ont tendance à regrouper les ramifications secondaires sur certaines branches primaires seulement, les autres ne portant que des cimes florales.

La ramification proleptique des rameaux secondaires est étudiée et révèle que la loi de dormance de ces rameaux est de type sigmoïde. Des différences majeures séparent les clones entre eux en ce qui concerne la ramification secondaire.

Les simulations réalisées du modèle mathématique permettent de se rendre compte visuellement de la variabilité architecturale des clones.

REFFYE (Ph. de). — **Aleatorisches mathematisches Modell und Simulierung des Wachstums und der Architektur des Kaffeebaums Robusta. III. Untersuchung der sylleptischen Verzweigung der Primärzweige und proleptische Verzweigung der Sekundärzweige.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXVI, n° 2, avril-juin 1982, p. 77-96, 3 photos, 4 fig., 16 tabl., 18 réf.

Diese ausführliche Untersuchung der Vorgänge der Primär- und Sekundärverzweigung bei auf Grund von 1 300 Stämme/ha mit vier Zweige pro Stamm und bei freiem Wachstum angepflanzten Kaffeebäume Robusta ergänzt zwei hervorgehende Untersuchungen welche sich auf das Wachstum und die Sterblichkeit der Meristeme bezogen.

Die sylleptische Verzweigung der Primärzweige hebt Kupplungsphänomene zwischen den zwei Primärmeristemen ein und desselben orthotropen Astknotens hervor. Beim Kaffeebaum Robusta sind alle Primärzweige nicht notwendigerweise verzweigbar; es bestehen Kupplungen zwischen Meristemen ein und desselben Astknotens und benachbarte Astknoten welche dazu neigen die Sekundärverzweigungen nur auf gewisse Primäräste umzugruppieren wobei die anderen nur Blütenkronen tragen.

Die proleptische Verzweigung der Sekundärzweige wurde untersucht und zeigt dass das Gesetz des Schlafzustandes dieser Zweige sigmoider Natur ist. Bedeutende Differenzen trennen die Clone voneinander was die Sekundärverzweigung anbelangt. Die verwirklichten Simulationen des mathematischen Modells erlauben sich visuell von der architekturellen Veränderlichkeit der Clone klar zu überzeugen.

REFFYE (Ph. de). — **Random mathematical model and simulation of growth and structure of the coffee tree Robusta. III. Study of the sylleptic ramification of primary branches and proleptic ramification of secondary branches.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXVI, n° 2, avril-juin 1982, p. 77-96, 3 photos, 4 fig., 16 tabl., 18 réf.

This detailed study of the primary and secondary ramification processes in Robusta coffee trees cultivated at a density of 1 300 plants/ha, with four stems per freely growing plant, completes two previous studies which related to the growth and mortality of meristems.

Sylleptic ramification of primary branches revealed the existence of coupling phenomena between the two primary meristems of a same orthotropic node. All the primary branches of the Robusta coffee tree are not necessarily able to ramify. There exist couplings between meristems of a same node and neighbouring nodes, which have a tendency to regroup the secondary branches on certain primary branches only, the others bearing only floral cymes.

The proleptic ramification of secondary branches has been studied and revealed that the dormancy rule of these branches is of the sigmoid type. Major differences separate the clones from one another as regards their secondary ramification.

Mathematical model simulations have shown visually the architectural variability of the clones.

REFFYE (Ph. de). — **Modelo matemático aleatorio y simulación del crecimiento y de la estructura del caféto Robusta. III. Estudio de la ramificación siléptica de las ramas primarias y de la ramificación proléptica de las ramas secundarias.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXVI, n° 2, avril-juin 1982, p. 77-96, 3 photos, 4 fig., 16 tabl., 18 réf.

Este estudio detallado de los procesos de ramificación primaria y secundaria de los cafetos Robusta, cultivados a razón de 1 300 pies por hectárea, con cuatro tallos por pie y en crecimiento libre, completa dos estudios anteriores referentes al crecimiento y a la mortalidad de los meristemas.

La ramificación siléptica de las ramas primarias hace resaltar fenómenos de acoplamiento entre los dos meristemas primarios de un mismo nudo ortótropo. Al tratarse del caféto Robusta, la totalidad de las ramas primarias no son forzosamente ramificables. Existen acoplamientos entre meristemas de un mismo nudo y de nudos adyacentes, que tienen tendencia a reunir las ramificaciones secundarias en ciertas ramas primarias únicamente, mientras que las demás únicamente tienen cimas florales.

Se estudia la ramificación proléptica de las ramas secundarias, lo cual revela la ley de reposo vegetativo de estas ramas, que corresponde al tipo sigmoide. Existen diferencias relevantes que separan los clones entre sí, por lo que respecta a la ramificación secundaria.

Las simulaciones realizadas del modelo matemático permiten darse cuenta visualmente de la variabilidad estructural de los clones.